N° 27. **E. Ernst,** Basel. — Bemerkungen zu den Soldaten von *Acanthotermes acanthothorax* Sjöst. *(Isoptera).* (Mit 4 Textabbildungen).

Schweizerisches Tropeninstitut Basel.

Die pilzzüchtende Termitenart *Acanthotermes acanthothorax (Termitidae: Macrotermitinae)*, welche in den tropischen Regenwaldgebieten von West- und Zentralafrika in unterirdischen Nestkomplexen (Grassé und Noirot 1951) lebt, weist einen komplizierten Polymorphismus auf (Noirot 1955). Neben zwei Arbeiterformen werden verschiedene Soldatenformen erwähnt. So beschreibt Sjöstedt (1900, 1926) fünf Soldaten, nämlich einen grossen (S^{1A}) und einen kleinen (S^{2B}) als Hauptformen, sowie drei weitere, von denen er einen (S^{2A}) als Zwischenform zu den kleinen Soldaten, die beiden anderen (S^{1B} und S^{1C}) zu den grossen Soldaten stellt. Emerson (1928) anerkennt nur die zwei Hauptformen von Sjöstedt; er stellt im Kopf des S^{1C} eine parasitierende Larve fest und nimmt dasselbe auch für den S^{1B} an, obwohl er hier keine Larve sehen konnte. Grassé fand an der Elfenbeinküste drei Soldaten, die den Formen S^{1A}, S^{2A} und S^{2B} von Sjöstedt entsprechen. Noirot (1955) bestätigte diese Auffassung durch den Nachweis der drei entsprechenden Vorsoldaten-Stadien; in Fig. 76 zeigt er einen Soldaten mit einer Larve im Kopf, von dem er glaubt, er stimme mit dem S^{1C} von Sjöstedt überein.

Das während eines Aufenthaltes an der Elfenbeinküste 1962 [1] von uns gesammelte *Acanthotermes*-Material ergab die von Grassé (1937) erwähnten drei Soldatentypen; in zwei Proben fanden sich einige kleinere Soldaten, die durch ihre abweichende Kopfform auffielen (vergl. Abb. 1: B und C). Im Herbst 1963 wurde aus dem Kongo (Irsac-Station Irangi, Prov. Kivu) [2] weiteres Material von *Acanthotermes* eingebracht, das ebenfalls neben den drei

[1] Durchgeführt mit Hilfe des Schweizerischen Nationalfonds.
[2] Herrn Prof. Dr. R. Geigy danke ich für die Ermöglichung dieser Reise durch das Schweizerische Tropeninstitut, Herrn Dr. U. Rahm und seiner Frau für ihre Gastfreundschaft.

Soldatentypen eine kleine Anzahl von abnormalen Soldaten in drei Grössen enthielt (Abb. 1: A-C).

Die kleineren der abnormalen Soldaten (Abb. 1: C) haben einen rundlichen Kopf, der am Hinterrand wenig abgeplattet ist; die relativ langen und feinen Mandibeln gleichen jenen des normalen

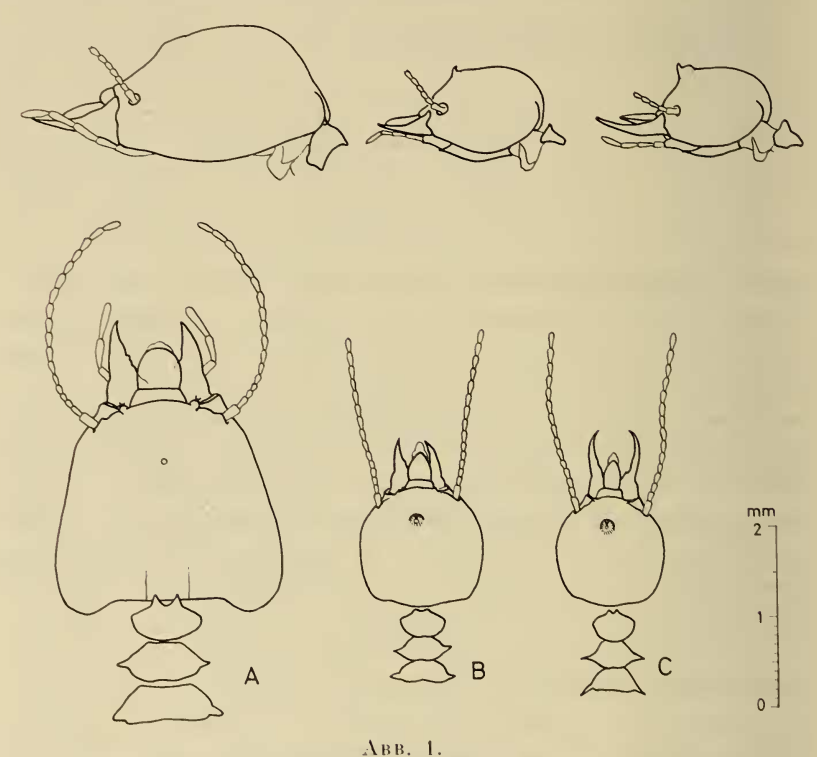


Abb. 1.
Köpfe abnormaler Soldaten von *Acanthotermes* aus dem Kongo

kleinen Soldaten; die Antennen bestehen aus 15 Gliedern; die Fontanellöffnung ist erhoben und vorn mit einem aufrechtstehenden Dorn versehen; Kopflänge mit Mandibeln 1.8—2.0 mm, Kopfbreite 1.05—1.20 mm. Abgesehen von dem etwas kürzeren Kopf stimmen diese Soldaten mit dem von Noirot (1955) abgebildeten parasitierten Soldaten überein, entsprechen aber wegen der Mandibelform nicht dem S^{1c} von Sjöstedt.

Die mittleren abnormalen Soldaten (Abb. 1: B) haben ebenfalls einen blasenförmigen Kopf, der hinten deutlich abgeplattet ist; die

Kopfkapsel selbst ist etwas grösser als bei der Form C; die Mandibeln sind kürzer und weisen eine schwache Bezahnung auf; Kopflänge mit Mandibeln 1.8—2.0 mm, Kopfbreite 1.3—1.55 mm; die Antennen haben ebenfalls 15 Glieder; die Fontanellöffnung ist wenig erhoben und besitzt vorn einen Dorn. Diese Form entspricht ungefähr dem Soldaten S^{1C} von SJÖSTEDT.

Die grösseren abnormalen Soldaten (Abb. 1: A) haben einen dreieckig erscheinenden Kopf, dessen Hinterecken jedoch nicht immer ausgezogen sind; die kurzen Mandibeln sind wenig chitinisiert und schwach bezahnt; die Antennen bestehen aus 17 (—18) Gliedern; die Fontanellöffnung ist nicht erhoben und besitzt keinen Dorn; Kopflänge mit Mandibeln 2.90—3.15 mm, Kopfbreite 2.50—2.60 mm. Diese Soldaten sind viel kürzer als die von SJÖSTEDT beschriebenen S^{1B}, deren Kopfseiten zudem deutlich abgerundet sind.

Da EMERSON (1928) und NOIROT (1955) in den Köpfen der aberranten Soldatenformen Larven erwähnten, untersuchten wir auch unsere Soldaten in dieser Hinsicht. Die Kopfkapseln waren aber zu wenig durchsichtig, um darin von aussen eine Larve erkennen zu können. Die histologische Aufarbeitung des nur in 75% Alkohol fixierten Materials ergab zwar keine sehr guten Schnitte, brachte jedoch den eindeutigen Nachweis, dass alle abnormalen Soldaten im Kopf eine Larve enthalten (Abb. 2—4). Die drei schon von GRASSÉ gefundenen Soldatentypen wiesen niemals solche Larven auf. Daraus geht hervor, dass in den Kolonien von *Acanthotermes* drei normale Soldatenformen vorkommen, während die durch ihren blasenförmig aufgetriebenen Kopf gekennzeichneten Zwischenformen von parasitisch lebenden Larven verursacht sind.

Über solche von Fliegenlarven parasitierte Termitensoldaten berichtete erstmals KEMNER (1925), der nachweisen konnte, dass die von HOLMGREN (1912) beschriebene Gattung *Gnathotermes* auf myiagenen Soldaten fusste, die in Wirklichkeit aberrante Soldaten von *Macrotermes malaccensis* waren. SILVESTRI (1926) fand parasitierte Soldaten bei *Macrotermes gilvus* von den Philippinen. Schliesslich beobachtete KALSHOVEN (SCHMITZ und KALSHOVEN 1938) an parasitierten *Macrotermes gilvus*-Soldaten in Java, dass das dritte Larvenstadium zur Verpuppung ins Abdomen wandert, was zum Tod der Soldaten führt, und es gelang ihm, daraus

adulte Phoriden-Imagines zu züchten. NOIROT (1953) fand an der Elfenbeinküste Fliegenlarven auch in Arbeitern von *Noditermes curvatus*.

Die Bestimmung der Larven in den vorliegenden abnormalen Soldaten von *A. acanthothorax* ist nicht möglich, sie zeigen jedoch viel Ähnlichkeit mit den bisher aus Termitensoldaten beschriebenen Fliegenlarven, sodass wir annehmen können, es handle sich hier ebenfalls um die Larven einer Dipterenart.

Die 2—3.5 mm langen Larven liegen U-förmig gekrümmt so im Kopf der Termitensoldaten, dass sich die beiden Enden beinahe berühren und manchmal nach vorn (Abb. 2), manchmal nach hinten (Abb. 4) gerichtet sind. Vor allem bei den kleineren Soldaten füllen die Larven fast die gesamte Kopfkapsel aus. Das Oberschlundganglion der Soldaten ist meist deformiert (Abb. 4) und beiseite geschoben. Auch die Stirndrüse ist nach oben zusammengepresst (Abb. 3). Die sonst mächtige Kopfmuskulatur fehlt bei den myiagenen Soldaten gänzlich oder ist auf einige wenige Fasern reduziert. Dagegen sind der Oesophag und das Unterschlundganglion unverändert (Abb. 3).

Die äusseren morphologischen Veränderungen betreffen hauptsächlich die Kopfregion, während Thorax und Abdomen ziemlich unverändert erscheinen. Da die parasitierenden Larven bei den adulten Soldaten kaum derartige Umbildungen der Kopfform und der Mandibeln verursachen können, ist es sehr wahrscheinlich, dass die Larven bereits das Vorsoldaten-Stadium befallen und beeinflusst haben. Zwar könnten die auftretenden Missbildungen durch eine Störung der hormonalen Verhältnisse hervorgerufen worden sein, doch neigen wir eher zur Ansicht, dass der wachsende Parasit einen gewissen Druck (besonders bei den kleineren Soldaten) ausübt und auf diese Weise die Kopfkapsel während der Häutung deformiert. Das Fehlen der Kopfmuskulatur setzt die Mandibeln ausser Funktion und verhindert möglicherweise ihre normale Ausbildung, jedenfalls scheinen die Mandibeln der myiagenen Soldaten während der Entwicklung gehemmt und auf einem jugendlichen Stadium stehen geblieben zu sein.

Vergleichen wir die Ausbildung und Grösse der Thorakalschilder und vor allem der drei Beinpaare, welche bei den parasitierten Soldaten ziemlich unverändert sind, mit jenen der normalen Soldaten, so stellen wir fest, dass die beiden kleineren myiagenen

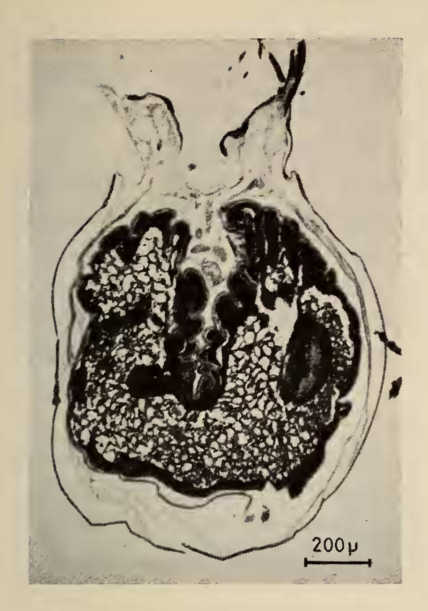


Abb. 2
Frontalschnitt durch den Kopf eines parasitierten Soldaten von *Acanthotermes* (Form C)

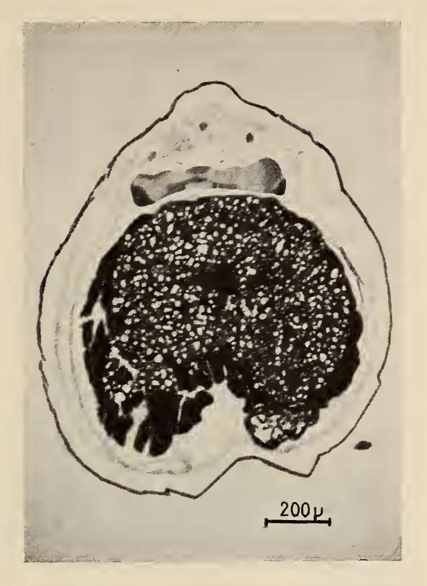


Abb. 4
Frontalschnitt durch den Kopf eines parasitierten Soldaten von *Acanthotermes* (Form B)

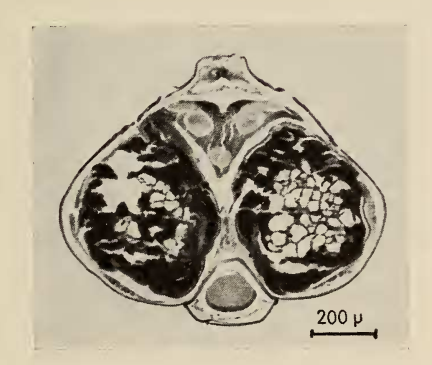


Abb. 3
Querschnitt durch den Kopf eines parasitierten Soldaten von *Acanthotermes* (Form C)

Formen B und C mit dem kleinen Soldaten weitgehend übereinstimmen. Die Antennen setzen sich bei allen aus 15 Gliedern zusammen. Wir können daraus schliessen, dass die Formen B und C parasitierte kleine Soldaten sind. Die Unterschiede zwischen den

Formen B und C rühren vielleicht daher, dass die Form C erst im späten Vorsoldatenstadium befallen wurde, als die Mandibeln bereits gebildet waren; der im Zeitpunkt der Häutung noch kleinere Parasit würde die Kopfkapsel auch weniger deformieren.

Der grössere parasitierte Soldat (Abb. 1: A) ist schwieriger abzuleiten. Sowohl der grosse als auch der mittlere normale Soldat haben 17 Antennenglieder. Doch sind die Beinlänge (Tibia) und die Thorakalschilder jenen des grossen Soldaten mehr ähnlich. Da zudem diese Körperteile durch die Parasitierung eher reduziert werden, dürfte die Form A einen parasitierten grossen Soldaten von *Acanthotermes* darstellen.

Das Verhalten der parasitierten Soldaten war im grossen und ganzen normal. Sie bewegten sich wie die anderen Soldaten zwischen den Arbeitern, von denen sie auch gefüttert wurden. Ihre Funktionen bei der Verteidigung der Kolonie gegenüber eindringenden Ameisen konnten sie jedoch wegen des Fehlens der Mandibelmuskulatur nicht ausüben.

Zusammenfassung

An der Elfenbeinküste und im Ostkongo gesammeltes Material von *Acanthotermes acanthothorax* Sjöst. ergab, dass diese pilzzüchtende Termitenart normalerweise drei Soldatenformen besitzt. Es wurden noch drei weitere Formen gefunden, die sich durch einen blasenförmig aufgetriebenen Kopf und teilweise durch unvollständig entwickelte Mandibeln auszeichnen. Histologisch konnte gezeigt werden, dass diese abnormalen Soldaten im Kopf von einer Dipterenlarve parasitiert sind (myiagene Soldaten).

Summary

In the Ivory Coast and in the Eastern Congo collected material of *Acanthotermes acanthothorax* Sjöst. revealed, that this fungus growing termite has normally three forms of soldiers. Three other forms of soldiers have now been found. Their head is enlarged, and some of them have uncompletely developed mandibles. Histologically it could be proved that the heads of these abnormal soldiers are parasitized by a Dipterous larva (myiagene soldiers).

Résumé

Les colonies du termite *Acanthotermes acanthothorax* Sjöst. trouvées en Côte-d'Ivoire et au Congo oriental possèdent normalement trois formes de soldats. Nous avons observé trois autres formes: leur tête est agrandie et quelques-uns ont des mandibules peu développées. L'histologie a démontré que ces soldats anormaux sont parasités par une larve de Diptère logée dans la tête (soldats myiagènes).

LITERATUR

Emerson, A. E., 1928. *Termites of the Belgian Congo and the Cameroon.* Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 57: 401-574.

Grassé, P. P., 1937. *Recherches sur la systématique et la biologie des Termites de l'Afrique occidentale française.* Ann. Soc. Ent. France 106: 1-100.

— et Noirot, Ch., 1951. *Nouvelles recherches sur la biologie de divers Termites champignonnistes (Macrotermitinae).* Ann. Sci. Nat. Zool. 11e sér., 13: 291-342.

Holmgren, N., 1912. *Termitenstudien. 3. Teil.* K. Svenska Vet. Akad. Handl. 48: No 4: 1-166.

Kemner, N. A., 1925. *Larva termitovorax, eine merkwürdige parasitische Fliegenlarve, die im Kopf von Termitensoldaten lebt, und durch Verunstaltung desselben Veranlassung zur Aufstellung eines besonderen Termitengenus mit zwei Arten gegeben hat.* Ark. Zool. 17 A: No 29: 1-15.

— 1925. *Weitere Beobachtungen über das Genus Gnathotermes Holmgr., das sich als auf parasitierte Termes-Individuen begründet erwiesen hat.* Ent. Tidskr. 46: 157-163.

Noirot, Ch., 1953. *Un effet paradoxal du parasitisme chez les Termites.* Bull. Union Int. Ins. Soc. 1: 11-20.

— 1955. *Recherches sur le polymorphisme des Termites supérieurs (Termitidae).* Ann. Sci. Nat. Zool. 11e sér., 17: 399-595.

Schmitz, H., und Kalshoven, L. G. E., 1938. *Misotermes exenterans n.g. n. sp., eine parasitische Fliege aus der Familie der Phoriden, welche die Entstehung myiagener Soldaten bei Macrotermes gilvus Hag. in Java verursacht.* Treubia 16: 369-397.

Silvestri, F., 1926. *Descrizzione di particolari individui (myiagenii) di Macrotermes gilvus Hag. parassitizzati da larva di Dittero.* Boll. Lab. Zool. Portici 19: 3-18.

SJÖSTEDT, Y., 1900. *Monographie der Termiten Afrikas.* K. Svenska Vet. Akad. Handl. 34: N° 4: 1-234.

— 1926. *Revision der Termiten Afrikas. 3. Monographie.* K. Svenska Vet. Akad. Handl. 3. ser., 3: N° 1: 1-419.

N° 28. **E. Hadorn und A. Garcia-Bellido,** Zürich. — Zur Proliferation von Drosophila-Zellkulturen im Adultmilieu.[1] (Mit 3 Textabbildungen und einer Tabelle.)

Zoologisch-vergl. anatomisches Institut der Universität Zürich.

Werden Fragmente larvaler Imaginalscheiben unter Umgehung der Metamorphose in das Abdomen adulter Fliegen implantiert, so vermehren sich die Zellen dieser Primordien. Teilstücke solcher Kulturen konnten so bis zum Abschluss dieser Arbeit nun während 17 Monaten in vivo kultiviert werden. Dabei wurden die Zellverbände 44 mal je in neue Wirte transferiert. Während dieser Zeit blieb der larvale undifferenzierte Zustand dauernd erhalten (HADORN 1964). Meist belassen wir die Implantate während 2 Wochen in der gleichen Wirtsfliege. Wahrscheinlich lassen sich einzelne Stammlinien unbeschränkt weiterzüchten. Von solchen Linien werden regelmässig einzelne Teilstücke abgezweigt und in Larven des 3. Stadiums rücktransplantiert. Mit diesen Wirten schicken wir die larval gebliebenen Zellen durch die Metamorphose. Dabei hat sich gezeigt, dass die lang andauernde Kultur in vivo die ursprüngliche imaginale Differenzierungsfähigkeit keineswegs beeinträchtigt. In der Regel vollenden die Implantate vielmehr die Histogenese, wobei adulte Körper- und Organteile ausgebildet werden. Wie an anderer Stelle (HADORN 1963, 1964) bereits mitgeteilt wurde, stellte sich dabei ein überraschender Befund ein: Proliferierende Zellverbände, die aus mosaikartig determinierten Arealen der männlichen Genitalscheibe hervorgehen, differenzieren

---

[1] Ausgeführt und herausgegeben mit Unterstützung der Georges und Antoine Claraz-Schenkung.

Für die Mithilfe bei diesen Experimenten danken wir Frl. M. Eich und Herrn W. Gehring herzlich.